

나방의 성페로몬 감지

박계창*

뉴질랜드 식물식품연구소

Perception of Sex Pheromone in Moth

Kye Chung Park*

New Zealand Institute for Plant and Food Research, Christchurch 8140, New Zealand

ABSTRACT: Moths have a well-developed sex pheromone communication system. Male moths exhibit an extremely sensitive and selective sex pheromone detection system so that they can detect the sex pheromone produced by conspecific females and locate them for successful mating. Using the pheromone detection system, male moths display characteristic stereotypic behavioral responses, flying upwind to follow intermittent filamentous pheromone strands in pheromone plume. The chemical composition of female sex pheromone in moths, typically comprised of multiple compounds, is species-specific. Male moths contain specialized pheromone receptor neurons on the antennae to detect conspecific sex pheromone accurately, and distinguish it from the pheromones produced by other species. The signals from pheromone receptor neurons are integrated and induce relevant behavior from the male moths. Male moths also contain olfactory sensory neurons in pheromone sensilla, specialized for pheromone-related behavioral antagonist compounds, which can enhance discrimination between conspecific and heterospecific pheromones. Here we review reports on the sex pheromone detection system in male moths and their related responses, and suggest future research direction.

Key words: Antenna, Electroantennogram, Odor filament, Odor plume, Olfactory sensory neuron, Sensilla, Sex pheromone, Single sensillum recording

초록: 나방은 성페로몬에 대한 통신시스템이 잘 발달되어 있다. 동종의 암컷이 방출하는 성페로몬을 원거리에서 감지하여 암컷을 정확히 찾아가 교미할 수 있도록 하기 위해서, 수컷 나방은 고도로 발달된 성페로몬 감지 시스템을 갖고 있다. 이러한 시스템을 이용해서 수컷 나방은 페로몬 냄새 기둥(plume)을 따라 바람을 거슬러 비행하면서 간헐적으로 감지되는 페로몬 냄새가닥(odor filaments)을 추적하는 고정행동양식(stereotypic behavior)을 보인다. 일반적으로 여러 성분으로 구성되는 나방의 암컷 성페로몬은 그 조성이 종특이적(species-specific)이며, 비슷한 성분을 공유하는 유사종들이 방출하는 성페로몬과 동종의 암컷이 방출하는 성페로몬을 정확히 구분하기 위해서 수컷 나방은 촉각에 여러 종류의 고도로 특화된 페로몬 감각세포들을 갖고 있어서, 이들이 페로몬을 감지할 때 나오는 신경 신호들을 종합해서 동종의 페로몬을 인식하여 행동반응이 일어나게 된다. 수컷 나방은 보통 동종의 페로몬 성분뿐만 아니라 유사종이 사용하는 페로몬 성분들을 특이적으로 감지하는 길항적(antagonistic) 냄새감각세포들도 갖고 있어서 페로몬 식별력을 강화한다. 본 종설에서는 지금까지 보고된 수컷 나방의 페로몬 감지 시스템과 이와 연관된 수컷의 감각기 및 행동반응에 대한 연구 결과들을 정리하고, 이를 종합하여 앞으로의 연구 방향을 제시하고자 한다.

검색어: 냄새가닥, 냄새감각기, 냄새감각세포, 냄새기둥, 단감각기기록, 성페로몬, 촉각, 촉각전도도

파브르(Jean-Henri Fabre)가 100여년 전에 두 종의 나방 (*Saturnia pyri* 및 *S. pavonia*)의 행동 관찰을 통해 성페로몬의 존재 가능성을 최초로 묘사(Fabre, 1913)한 지 50여년 후에 독일 과학자 뷰테난트(Adolf Butenandt)가 누에나방(*Bombyx*

mori)에서 bombykol이라는 성페로몬 성분을 최초로 동정, 보고하였고(Butenandt et al., 1959), 같은 해에 뷰테난트의 동료인 Karlson과 Lüscher가 동종의 통신물질인 ‘페로몬(pheromone)’이라고 명명하였다(Karlson and Lüscher, 1959). 페로몬은 동종의 다른 개체로부터 특정한 고정행동양식(stereotypic behavior)을 야기하는 냄새 통신물질로 곤충의 생존에 있어서 아주 중요한 역할을 하는데(Karlson and Lüscher, 1959; Murmu et al.,

*Corresponding author: kpark@plantandfood.co.nz

Received January 15 2022; Revised February 14 2022

Accepted February 23 2022

2020), 특히 나방의 암컷이 방출하고 수컷이 감지하여 반응하는 원거리 성페로몬 통신시스템은 다른 페로몬에 비해 비교적 많은 종에서 자세히 연구되어 있다. 지금까지 알려진 155,000여 종 나방 중에서 700여 종의 나방에서 암컷 성페로몬 성분이 밝혀져 있다(Naka and Fujii, 2020).

나방은 원거리 성페로몬 통신시스템이 잘 발달된 분류군이다. 성숙한 암컷 나방으로부터 종특이적인 조성을 갖는 미량의 성페로몬이 생합성되어 체외로 방출된 후, 공기를 타고 이동하는 페로몬 냄새가닥들을 수컷 나방이 고감도로 감지하고 식별하면서 암컷을 추적하여 교미하도록 하는 성페로몬 통신시스템은 나방이 지구상에서 가장 번성한 곤충 분류군들 가운데 하나로 자리하게 하였다. 나방은 암컷이 고정된 장소에서 페로몬을 방출하고 수컷이 이를 감지하여 찾아와서 교미하는 시스템을 발달시켜 왔다. 이러한 전략은 산란에 적합한 기주 탐색과 난소 발육 및 산란에 많은 에너지를 필요로 하는 암컷 성충과 이에 비해 상대적으로 교미가 주 역할인 수컷 성충의 생활에 적합할 것이다. 암컷 나방이 성페로몬을 페로몬 샘에서 생합성하여 분비하는 과정은 보통 페로몬생합성신경펩타이드(pheromone biosynthesis neuropeptide: PBAN)에 의해 조절되며, 페로몬을 생합성하고 방출하는 리듬은 흔히 일일리듬(circadian rhythm)을 따르는데(Choi et al., 2003; Jurenka, 2017), 수컷 나방의 페로몬에 대한 반응성도 이러한 호르몬이나 생체시계(biological clock)에 의해 조절되는 것이 일반적인지는 아직 불분명하다. 몸이 크지 않은 암컷으로서는 성페로몬의 방출량이 적을 수밖에 없으며 따라서 수컷 나방은 미량으로 먼 거리에서 방출되는 암컷의 성페로몬을 감지, 식별할 수 있도록 성페로몬 감지시스템이 고도로 발달되어 있다. 나방 페로몬은 종간 격리에 중요한 역할을 하는데, 나방의 성페로몬 시스템은 암컷의 안정되고 정확한 조성의 페로몬 생산과 수컷의 특정 페로몬 조성에 대한 특화된 반응이 그 기본을 이룬다고 설명되어 왔으며, 이 과정에서 나방 암컷이 방출하는 성페로몬의 조성 변이가 종 분화의 중요한 원동력 중 하나라고 생각되어 왔다. 하지만, 암컷 나방의 페로몬 방출 조성의 변이와 더불어 수컷의 페로몬 조성에 대한 반응 변이도 나방의 진화와 종 분화의 원동력이 된다는 주장도 또한 대두되고 있다(Baker, 2002; Pasqual et al., 2021).

나방의 암컷 성페로몬은 방출된 후 공기 흐름을 따라 어느 정도의 거리를 이동하면서 이를 감지하는 동종의 수컷 나방에게 그 조성에 대한 정보를 정확히 전달해야 한다. 그러기 위해서는 휘발성이 너무 커서 빨리 확산되는 성분들은 성페로몬으로 적합하지 않으며, 휘발성이 너무 작으면 생합성 된 후 암컷으로부터 공기중으로 방출되는 효율이 낮아서 페로몬으로 적당하지 않을 것이다. 따라서, 나방의 페로몬은 그 분자량이 어

느 정도의 범위 안에 있는 것이 일반적이다. 또한, 나방 페로몬은 그 분자 구조가 너무 복잡하거나 특이하여 암컷 체내에서 생합성하는데 너무 많은 에너지와 자원이 소모되는 것도 바람직하지 않다. 나방 성페로몬은 일반적으로 몇 가지 다른 화학물질을 일정한 조성으로 하는 다성분(multicomponent)으로, 이 가운데 한, 두 가지 성분이 주성분(major component)이 되고 이외에 부성분(minor component)들이 일정한 비율로 첨가되어 종특이적 반응을 일으키는 데 중요한 역할을 한다(Chang et al., 2017)

나방의 암컷 성페로몬은 대부분 분자 구조와 생합성 경로에 따라 크게 두 가지 그룹(Type I 및 Type II)으로 나뉘며, 여기에 속하지 않는 나방 성페로몬 성분들이 추가로 두 가지 그룹(Type 0 및 Type III)으로 나뉘는데(Löfstedt et al., 2016), 나방이 속한 분류적 위치에 따라 유사 종들은 같은 타입의 성페로몬 성분들을 공유한다. Type I 페로몬은 탄소수 10-18개의 사슬형 지방산 골격에 아세테이트, 알코올 및 알데히드의 관능기로 구성되며, 알려진 나방 암컷 성페로몬의 75%를 차지한다(Ando et al., 2004). Type II 페로몬은 탄소수 17-23개의 사슬형 탄화수소로 2-5개의 공액이중결합(conjugated double bond)을 갖는 탄화수소 및 이들의 에폭시유도체(epoxide derivatives)이며(Ando et al., 2004; Sun et al., 2019; Naga and Fujii, 2020), 이러한 Type II 페로몬은 제한된 그룹의 나방에서 보고되어 있다(Millar, 2000; Aldo et al., 2004; Löfstedt et al., 2016). Type I 과 Type II 나방 페로몬의 기본적인 차이는 말단관능기의 유무인데, 현재 성페로몬이 밝혀진 700여 종 나방 중에서 Type I 페로몬을 사용하는 나방은 600여 종, 그리고 Type II 페로몬을 사용하는 나방은 약 100여 종이다(Naka and Fujii, 2020). 보고된 경우가 위 두 가지 페로몬 그룹에 비해 훨씬 적긴 하지만, 이들에 속하지 않는 Type 0와 Type III의 성페로몬도 일부 나방에서 보고되어 있다(Löfstedt et al., 2016). Type 0 페로몬은 탄소수가 적은 짧은 탄소 골격을 갖는 이차알코올(secondary alcohol) 및 상응한 메틸케톤(methyl ketone)으로 식물에서 방출하는 일반적인 냄새물질과 유사한데(Kozlov et al., 1996; Löfstedt et al., 2016; Naga and Fujii, 2020), Type 0 페로몬은 주로 원시나방류에서 보고되어 있어서, *Eriocrania semipurpurella*와 *E. sangii*는 각각 (*R,Z*)-6-nonen-2-ol + (*S,Z*)-6-nonen-2-ol 및 (*S,Z*)-6-nonen-2-ol을 페로몬으로 사용하며(Kozlov et al., 1996), *E. cicatricella*는 (*R*)-heptan-2-ol + (*R,Z*)-4-hepten-2-ol+(*Z*)-4-hepten-2-one을 성페로몬으로 사용하고(Zhu et al., 1995), *E. sparrmannella*는 (*S*)-heptan-2-ol + (*S,Z*)-4-hepten-2-ol을 성페로몬으로 사용한다(Zhu et al., 1995). Type III 페로몬은 탄소 골격에 메틸기가 분지된 구조를 갖는다(Naka and Fujii, 2020).

Type III 페로몬은 일부 태극나방과(Erebidae), 자나방과(Geometridae), 굴나방과(Lyonetiidae)에 속하는 나방에서 보고되었는데, 이들 Type III 페로몬이 독립적으로 명확히 다른 그룹들과 구분되는 기원을 갖고 있는지는 불분명하다(Naka and Fujii, 2020). 또한, 나방 중에 따라 두 가지 이상 타입의 페로몬의 특성들을 공유하는 것들도 20여 종에서 보고되어 있다(Naka and Fujii, 2020).

페로몬이 밝혀진 종수로 볼 때 나방은 700여 종에서 성페로몬 성분이 밝혀져 있어서(Naka and Fujii, 2020) 곤충을 포함한 모든 동물 그룹 중에서 가장 많은 종에서 성페로몬이 동정된 그룹이다. 하지만, 알려진 나방 전체 종 수(155,000 ~ 160,000 종)에 비교하면 단지 0.4% 정도만의 나방에서 성페로몬 조성이 밝혀진 상태여서 대부분의 나방에서 성페로몬 성분은 아직 밝혀져 있지 않은 상태이다. 현재 성페로몬이 알려진 나방들은 대부분 농작물 또는 산림의 해충으로, 이들의 성페로몬은 실제로 이들 해충의 발생, 밀도 변동 파악 및 직, 간접적 방제 수단으로 농, 임업 및 검역 현장에서 실용적으로 쓰이고 있으며, 생태계에의 영향을 적게 주는 친환경적인 방제수단으로 인식되어 있다.

본 종설에서는 수컷 나방이 어떻게 성페로몬을 탐지하고 동종의 페로몬으로 인식하며 다른 종의 페로몬과는 어떻게 식별하는지, 또 이를 이용해서 어떻게 페로몬을 방출하는 동종의 암컷을 찾아가는 지에 대한 지금까지의 연구 결과들을 알아보고, 앞으로의 연구 방향을 제시하려고 한다. 지난 10~20년 동안 곤충의 냄새 감각 분야에서 분자 수준에서의 깊이 있는 연구가 많이 이뤄져 왔는데, 이는 본 종설에서는 다루지 않는다. 교미 상태를 선택하는 것이 수컷 성페로몬 등 나방이 방출하는 수컷 특이적인 신호를 감지하는 암컷에 의해서도 일어난다는 보고가 있는데(Zweerus et al., 2021) 이러한 수컷이 방출하는 신호와 관련된 부분도 본 종설에서는 다루지 않으며, 나방 암컷이 동종의 암컷이 방출하는 성페로몬을 감지하고 반응하는 경우가 보고된 바 있지만 이 부분도 여기에서는 제외한다.

수컷 나방의 성페로몬에 대한 반응

암컷으로부터 방출된 성페로몬은 냄새기둥(odor plume)을 형성하면서 공기 흐름을 타고 이동하는데, 냄새기둥 안에는 잘게 쪼개진 실 같은 수많은 냄새가닥(filamentous odor strands)들이 함께 이동하며(Murlis et al., 1992; Levakova et al., 2018), 각 냄새가닥은 원래의 조성을 유지해야만 동종의 암컷이 방출한 페로몬이라는 정보를 전달할 수 있다. 암컷 나방이 미량으로 방출하는 성페로몬을 감지하고 다른 종의 성페로몬과 식별하면서, 끊임없이 바람의 방향이 바뀌는 공기를 타고 비행하면서

끊겼다 이어졌다 하는 성페로몬 신호를 계속 추적하여 궁극적으로 암컷의 위치를 찾아가기 위해, 수컷은 적합한 성페로몬 감각시스템을 갖고 있다. 비행하는 수컷이 간헐적으로 만나게 되는 잘게 쪼개진 냄새가닥을 감지하면서 발원을 추적해 나가기 위해서는 페로몬을 고감도로 탐지할 수 있어야 할 뿐 아니라, 감지 후 다음 신호를 탐지하기 위한 준비가 빠르게 이뤄져야 하며, 따라서 반응 후의 감각 회복시간(recovery time)이 아주 짧아야 한다. 또한, 다성분으로 된 암컷의 성페로몬을 계속 인식하고 식별하기 위해서는 그 조성 비율을 감지하고 식별하는 시스템이 잘 발달되어 있어야 한다. 같은 맥락으로, 작은 냄새가닥들을 감지, 식별, 추적하기 위해서는 시간분해능(time resolution) 뿐 아니라 공간분해능(spatial resolution)도 아주 좋아야 한다. 나방 수컷의 페로몬 감각 시스템은 이러한 요건을 모두 갖추고 있다. 나방 수컷은 끊기지 않고 연속적으로 이어진 페로몬 신호보다는 간헐적인 펄스(pulse) 형태로 감지되는 페로몬 신호에 더 민감한 행동 반응을 보이는 것으로 알려져 있으며, 이러한 반응을 일으키기 위한 적정 자극 빈도(optimum frequency of periodic stimulation)는 1~10 Hz 인 것으로 보고되어 있다(Vickers and Baker, 1992; Rospars et al., 2003).

수컷 나방의 암컷 성페로몬에 대한 반응성은 여러가지 체내 또는 체외적 요인에 의해 영향을 받는다. 나방 수컷의 성페로몬에 대한 행동 반응성은 나이에 따라 변하는 것이 일반적이며, 보통 우화 후 며칠 동안은 그 반응성이 점차 증가하는 경향을 보인다(Baker and Cardé, 1979; Turgeon et al., 1983; McNeil, 1991). 수컷 나방의 페로몬에 대한 반응성은 빛의 강도에도 영향을 받는다. 연구에 따르면 빛이 강해질수록 수컷의 페로몬에 대한 반응성이 감소하는 경향이 있다(Shorey and Gaston, 1964; Castrovillo and Cardé, 1979; Kanno, 1981; Tomescu et al., 1981). 하지만, 완전히 어두운 조건에서는 수컷 나방은 오히려 페로몬에 대한 행동 반응을 거의 하지 않는다는 보고가 있어 약간의 빛은 필요한 것으로 판단되었다(Tomescu et al., 1981). 검거세미나방(*Agrotis ipsilon*)의 경우 수컷 나방의 암컷 성페로몬에 대한 반응성이 교미 후에 현저히 줄어드는 반면에 기주식물 냄새에 대한 반응성은 증가하는데, 이것은 냄새감각세포의 반응성은 변하지 않는 반면에 뇌의 촉각엽(antennal lobe)에 있는 신경세포의 반응성이 변하기 때문이며, 이것은 수컷 나방이 교미 후 다시 교미하기 전에 적합한 식물을 찾아 양분을 보충하는데 도움이 될 것이라고 해석했다(Barrozo et al., 2011).

성페로몬 감지부터 암컷 위치 파악까지의 과정

암컷의 페로몬 냄새에서 방출된 성페로몬은 냄새기둥을 이루

는데, 공기 흐름에 따라 냄새기둥이 흘러가는 방향이 수시로 변하면서 복잡한 난기류(turbulent)를 형성한다(Murlis et al., 2000; Rospars et al., 2003). 특히, 식물 등 물체를 만나거나 그 주위를 통과하면서 냄새기둥의 구조는 더욱 복잡하게 된다. 이와는 별도로, 암컷에서 방출된 페로몬은 시간이 흐르면서 점차 확산되어 사방으로 퍼져나가게 되며, 이는 공기 흐름보다는 시간과 온도 및 분자량에 의해 영향을 많이 받는다. 이에 따라, 비행하는 수컷이 성페로몬 냄새기둥에서 감지하는 페로몬 냄새가닥의 빈도(frequency)는 페로몬을 방출하는 암컷이 있는 곳까지의 거리에 대한 정보를 내포한다(Stengl, 2010). 농도가 높은 곳에서 낮은 곳으로 분자가 이동하는 확산은 늘 일어나기 때문에 방출 직후 가느다란 냄새가닥에 농축, 집중되어 있던 페로몬은 확산이 진행되면서 희석되어 그 농도가 점차 줄어들며(Jacob et al., 2017; Levakova et al., 2018), 이 때문에 페로몬은 어느 정도의 거리(시간) 이상을 이동하면 더 이상 페로몬으로서의 정보 전달력을 상실하게 된다. 확산은 분자량의 제곱근에 반비례하기 때문에 성페로몬은 어느 정도 이상의 분자량이 되어야 먼 거리에 있는 수컷에게 페로몬으로써 안정적인 신호를 전달할 수 있다.

수컷 나방은 동종의 암컷 성페로몬을 탐지하게 되면 본능적으로 시각과 냄새감각 신호의 도움을 받아 페로몬 냄새기둥을 따라 바람을 거슬러 올라가는 비행(upwind flight)을 시작하며, 냄새기둥 안에서 간헐적으로 만나는 냄새가닥을 지속적으로 탐지하면서 비행을 계속하게 된다. 이 때 펄스(pulse) 형태로 감지되는 냄새가닥 신호를 계속 모니터링하며 바람을 거슬러 비행하다가 페로몬 신호를 잃게 되면, 바람 방향과 수직으로 비행 방향을 바꾸어 'casting'이라고 불리는 지그재그 비행을 하면서 페로몬을 함유한 냄새기둥을 재탐지하려는 시도를 한다. 페로몬 냄새기둥 안에서 바람을 거슬러 비행하는 수컷이 바람을 거슬러 비행하다가 지그재그 비행으로 바꾸는 데에는 시간이 중요한 요소인 것으로 보여서, 페로몬을 탐지하면서 비행하던 수컷은 냄새가닥과의 접촉이 끊긴 후 일정 시간이 경과하게 되면 지그재그 비행을 시작하여 냄새가닥 탐색을 재개한다고 설명되었다(Mafra-Neto and Cardé, 1994; Vickers et al., 2001). 수컷은 보통 냄새기둥 안에서 비행을 할 때에도 바람 방향으로 직선으로 비행하기 보다는 어느 정도 지그재그형 주풍성('zig-zagging anemotaxis')을 보이며 비행하여 냄새기둥의 가장자리를 계속 확인하면서 페로몬이 방출되는 지점을 향해 나아가는 경향이 있다(Kennedy et al., 1981; Murlis and Jones, 1981; Baker et al., 1985; Koehl, 2006; Willis et al., 2013). 수컷은 페로몬을 방출하는 암컷을 찾아 비행할 때 비행 방향과 속도를 파악할 수 있도록 지면으로부터 또는 주변의 고정된 물체로부터

의 시각 신호를 주요 지표로 하는 시각연동(optomotor-guided) 비행을 하며, 이 때문에 빛이 전혀 없는 상태에서는 비행이 어렵고 약간의 빛이 있는 초저녁 등의 시간대가 나방의 페로몬 방출과 수컷의 페로몬 반응 비행이 주로 일어나는 시간인 이유이기도 하다.

수컷 나방은 작은 몸을 가진 암컷에서 미량으로 방출되어 점차 확산되면서 시간에 따라 농도가 낮아지는 성페로몬을 지속적으로 탐지해 하기 때문에, 수컷의 성페로몬 탐지 감도는 아주 높다(Kaissling and Priesner, 1970). 수컷 나방의 페로몬에 대한 반응 감도는 여러가지 요인에 의해 영향을 받을 수 있다. 수컷 나방의 행동 반응과(Anderson et al., 2003; 2007) 뇌 촉각엽(antennal lobe)의 사구체(glomeruli)에 있는 연합신경(interneuron)의 반응(Anderson et al., 2007)은 페로몬에 짧게 노출된 후에 그 감도가 높아진다고 보고되었다. 이 연구에서는 페로몬에 짧게 노출된 수컷 나방의 페로몬에 대한 행동 반응성이 증가되며 이 상태가 24시간 이상 지속될 수 있다는 것을 보여주면서, 수컷 나방의 성페로몬에 대한 반응성(반응 감도)이 경험에 의해 증가할 수 있다고 주장되었다. 하지만 이 연구에서 실제로 성페로몬을 감지하는 촉각에 있는 페로몬 감각신경세포의 감도는 변하지 않는다는 결과를 얻어서 어떻게 수컷 나방의 페로몬에 대한 반응 감도가 경험에 의해 증가하는지 그 메커니즘은 아직 불분명하다. 하지만, 비교적 높은 농도의 페로몬에 노출된 나방 수컷의 페로몬에 대한 행동 반응 감도는 감소하는 것이 일반적이다(Bartell and Roelofs, 1973; Figueredo and Baker, 1992; Stelinski et al., 2003; Judd et al., 2005).

동종이 방출하는 페로몬 조성의 식별

나방 성페로몬은 보통 여러 성분으로 구성되며 이를 구성하는 각 성분들은 다른 종 나방에서도 방출되는 경우가 많기 때문에, 나방 수컷의 페로몬 감각 시스템은 1) 미량으로 존재하는 페로몬의 각 성분들을 고감도로 감지할 수 있어야 하고, 2) 다 성분 페로몬의 조성을 인식할 수 있어야 하며, 3) 유사 조성을 페로몬으로 이용하는 다른 종의 페로몬과 구분할 수 있어야 한다. 또한, 나방이 서식하는 생태계에는 보통 다른 나방들을 포함한 여러 종의 곤충들이 혼재하며, 따라서 나방 수컷이 페로몬을 방출하는 암컷을 찾아가는 과정에는 동종의 성페로몬 뿐만 아니라 다른 종들의 성페로몬과 각종 식물에서 방출되는 다양한 휘발성유기물질(VOC: volatile organic compounds) 등 수많은 냄새물질들을 접하게 되기 때문에, 미량으로 공기중에 흘러오는 동종의 성페로몬을 지속적으로 감지하면서 다른 냄새물질들과 구분하고 성공적으로 암컷을 찾아가서 교미를 하기

위해서는 고도로 발달된 냄새감각 시스템이 필요하다. 이를 위해 수컷 나방의 촉각에는 각 페로몬 성분을 전문적으로 탐지하는 냄새감각세포(OSN: olfactory sensory neuron)들이 존재한다. 수컷은 또한 유사 성분을 페로몬으로 하는 다른 종의 페로몬과 동종의 페로몬을 정확히 식별하기 위해서 자기 종이 아닌 다른 종의 페로몬 성분을 고감도로 감지하는 길항 냄새감각세포(antagonist OSN)를 별도로 갖는 경우가 많다.

성페로몬은 종 보존을 위해 그 조성이 안정되어 있고, 따라서 암컷이 방출하는 페로몬의 조성은 종 내 개체간 변이가 적은 편이라고 인식되었다(Löfstedt et al., 1993). 하지만, 암컷이 페로몬을 방출할 때 그 암컷의 상태에 따라 방출하는 페로몬의 조성에 개체간 변이가 있을 것이라는 예측이 대두되고 있다(Allison and Cardé, 2008; Ruther et al., 2009; Harari et al., 2011; Gonzalez-Karlsson et al., 2021). 수컷 나방의 경우 성페로몬을 구성하는 각 성분들의 조성 비율에 아주 민감하게 반응하기 때문에 특정 조성에만 동종 페로몬으로 인식하여 완성된 반응 행동으로 이어진다고 생각되어 왔는데, 이러한 인식에는 점차 변화가 생기고 있다. 예를들면 수컷 나방은 페로몬 조성에 어느 정도의 변화가 있어도 동종의 페로몬으로 인식하여 잘 유인된다는 보고가 있다(Kárpáti et al., 2013). 이와 같은 맥락으로, 수컷 나방의 개체별 특성과 교미 성공과의 연관성이 보고되어 왔다(Cotton et al., 2004; Nieberding et al., 2012; Chemnitz et al., 2015). 최근 연구에서는, 암컷 나방이 방출하는 페로몬 조성은 그 개체의 상태(영양, 성숙도 등)를 반영하며, 이러한 차이를 수컷 나방이 인식하여 보다 나은 상태의 암컷을 찾아 교미하는 비율을 높인다고 설명되었고, 이러한 측면에서 다성분으로 구성된 성페로몬이 중요하다고 주장되었다(Gonzalez-Karlsson et al., 2021). 이 연구에 따르면, 목화다래나방(*Pectinophora gossypiella*) 수컷은 몸집이 작은 암컷에 비해 큰 암컷에, 나이가 많은 암컷에 비해 어린 암컷에, 굵은 암컷에 비해 영양을 잘 섭취한 암컷에 훨씬 강하게 유인되는데, 이 중에서 몸집이 큰 암컷과 어린 암컷은 그 반대인 암컷에 비해 방출하는 페로몬의 ZZ/ZE 이성질체 비율이 높았다. 그리고, 이 나방 수컷은 암컷 집단이 평균적으로 분비하는 페로몬 이성질체 비율인 0.5:0.5 ZZ:ZE 비율에 비해 질적으로 나은 암컷이 방출하는 0.6:0.4 ZZ:ZE 비율에 더 강하게 유인되어, 다성분 성페로몬 조성의 작은 변화가 실제로 수컷 유인력에 영향을 준다는 것을 보여주었다.

고도로 발달된 시공간적 페로몬 탐지 분해능

비행을 계속하면서 공기중에 혼재된 각종 냄새물질들 중에 미량으로 존재하는 동종의 성페로몬을 지속적으로 감지하면서

페로몬을 방출하는 암컷을 찾아가기 위해서는 수컷의 페로몬 감지 시스템이 아주 높은 시공간적 분해능(spatio-temporal resolution)을 가져야 한다. 이를 위해 고도로 적응된 구조의 페로몬 감각기(pheromone sensilla)들이 나방 수컷의 촉각에 존재하며, 수컷 나방은 혼재된 짧은 털 모양의 감각기들을 이용해서 동종 페로몬의 각 성분들과 그 조성을 실시간으로 탐지, 식별할 수 있다. 이와 관련한 연구들에 따르면 나방 수컷은 초당 10~30개의 페로몬 펄스 신호들을 감지하고 식별할 수 있으며(Kaissling, 1996; Rospars et al., 2003; Justus et al., 2005; Stengl, 2010; Tripathy et al., 2010), 담배순나방(*Heliothis virescens*)은 서로 1 ms 밖에 떨어져 있지 않은 페로몬과 페로몬 길항물질(antagonist)의 냄새가닥(odor strands)들을 구분할 수 있다(Baker and Fadamiro, 1998). 수컷 나방은 비행하면서 만나는 각종 냄새가닥들을 빠르게 탐지하고 식별하면서 암컷을 찾아가야 하기 때문에, 수컷 나방의 페로몬 감각기는 시간적 분해능(temporal resolution)이 아주 크며 그러기 위해서 반응 후 회복에 걸리는 시간도 아주 짧다. 이러한 높은 시간적 분해능은 냄새감각세포의 수상돌기에 존재하는 냄새수용체(OR: olfactory receptor)와 결합한 페로몬 분자가 결합 후 빠르게 분해되어 다음 페로몬을 탐지할 준비가 신속하게 이뤄져야 가능한데, 분자생물학적 연구에 따르면 이러한 역할을 하는 페로몬 분해효소(PDE: pheromone-degrading enzyme)가 나방 수컷의 페로몬 감각기에 특이적으로 존재한다(Ishida and Leal, 2005). 한 연구 결과에 따르면 수컷 나방은 페로몬 조성을 100 ms 내에 판별할 수 있다(De Bruyne and Baker, 2008).

나방의 성페로몬 감각 시스템

나방 성페로몬 감각기의 구조와 페로몬의 감각기 내 이동

나방은 보통 암수가 다른 모양의 촉각을 갖고 있으며, 수컷의 촉각에는 수컷 특이적인 성페로몬 감각기를 갖는다(Lee and Strausfeld, 1990; Stengl, 2010; Sun et al., 2019). 일부 보고를 제외하고는 나방의 모든 알려진 성페로몬 감각기는 수컷 촉각의 각 편절소마디(flagellomere)에 다수 존재하는 긴털감각기(trichoid sensilla)이다(Sanes and Hildebrand, 1976). 하지만, 원시나방류인 *Eriocrania semipurella*의 경우 수컷의 촉각에 있는 긴털감각기가 아닌 귀모양감각기(auricillic sensilla)가 이 종의 암컷이 방출하는 성페로몬을 감지하는 역할을 한다고 보고되었는데(Larsson et al., 2002), 나방의 조상인 날도래(Trichoptera)에서도 비슷한 결과를 얻은 것으로 보이며(Larsson and Hansson, 1998), 아마도 나방류에서 페로몬을 감지하는 감각기는 귀모

양감각기에서 출발하여 점차 긴털감각기로 진화되어 왔을 것이라는 설명이 있었다(Yuvaraj et al., 2018). 또한, 이러한 형태적 변화는 나방류에서 페로몬 성분의 화학적 변화(진화)와 관련이 있다고 제안되었다(Yuvaraj et al., 2018). 유사종 나방들의 수컷 특이적인 털모양 성페로몬 감각기들의 형태와 분포는 서로 비슷한 양상을 보이지만, 종 사이에 약간의 차이를 나타내는 경우가 많다(Jing et al., 2019). 성페로몬 감지를 담당하는 수컷 특이적인 긴털감각기는 같은 촉각에 보통 존재하는 여러가지 형태적 타입의 털감각기들 중에서 가장 긴 종류에 속한다(Keil, 1989; Lee and Strausfeld, 1990; Gómez et al., 2003; Stengl, 2010). 이들은 상당히 긴 털 모양으로 비교적 넓은 표면적을 가지며 사방으로 뻗어 있어서, 감각기 표면이 공기중에 미량으로 존재하는 페로몬 분자와 접촉할 확률을 높인다. 성페로몬을 감지하는 긴털감각기는 가늘고 길기 때문에 구조적으로 안정되기 위해 감각기의 큐티클 두께가 두꺼운(thick walled sensilla) 편이며, 감각기 표면에 있는 미세공(pores)은 직경이 작은 편이다.

대부분의 다른 냄새감각기들과 마찬가지로, 성페로몬 감각기는 표면에 직경이 10~50 nm 정도인 많은 미세공들이 존재하며, 이 미세공을 통해 페로몬 분자가 감각기 내부로 들어오는 것으로 알려져 있다(Steinbrecht, 1997). 나방의 성페로몬은 소수성(hydrophobic)을 띠는 경우가 많으며, 따라서 소수성인 왁스층 표면이 있는 곤충의 큐티클과 접촉하면 잘 흡수된다(Stengl, 2010). 큐티클 표면에 충돌하여 흡수된 페로몬 분자는 왁스층을 통한 확산에 의해 이동하는 것으로 생각되며, 이 때 미세공에 특이적인 화학적 조성이 성페로몬이 미세공을 통해 감각기 내부로 원활히 들어오도록 하는 선택적 통과에 도움을 주는 것으로 보인다(Maitani et al., 2010). 예를 들어, 성페로몬 성분들의 소수성(hydrophobicity)에 차이가 나는 두 가지 나방, *Helicoverpa zea*와 *Uthesia ornatrix*, 수컷의 성페로몬 감지 긴털감각기의 표면을 원자현미경(atomic force microscopy)으로 관찰하여 표면의 화학적 특성을 조사한 연구에 따르면, 감각기 표면에 있는 미세공 부분과 다른 큐티클 부분 사이에 화학적 조성이 달라 이들의 소수성에 차이가 있으며, 이러한 차이가 해당 종이 사용하는 성페로몬 성분의 화학적 특성과 관련이 있고, 이는 페로몬의 미세공을 통한 선택적 흡수에 도움을 준다고 보고된 바 있다(Maitani et al., 2010). 수컷 특이적 긴털감각기는 보통 각 페로몬 성분에 전문적으로 반응하며, 따라서 한 종의 수컷 촉각에는 성페로몬과 유사 물질에 대해 각각 다른 반응 특성을 갖는 몇 가지 타입의 긴털감각기들이 혼재하는 것이 일반적이다. 하지만 기능이 서로 다른 생리적 타입의 수컷 특이적 긴털감각기는 그 외부 형태로는 서로 구분이 안 되는 경우가 많다(Hansson et al., 1995).

페로몬 감각기 큐티클의 미세공을 통해 감각기 내부로 들어간 페로몬 분자는 미세공에 연결되어 분지된 미소관(pore tubule)을 따라 이동하다가, 감각기 내부의 감각기 림프에 존재하는 페로몬결합단백질(PBP: pheromone binding protein)과 결합하여 이동해서 수상돌기 표면에 있는 페로몬 수용체(pheromone receptor)와 결합한다. 이어서 수용체와 연동되어 수상돌기막을 가로지르는 이온의 흐름이 발생하며, 전위차가 일정 수준에 달하면 해당 냄새감각신경세포(OSN: olfactory sensory neuron)에서 활동전위(action potential)가 발생하여 축삭돌기를 따라 뇌의 후각엽(olfactory lobe)으로 전달된다. 감각기 안으로 들어간 페로몬 분자가 페로몬결합단백질과 결합하고 수상돌기 표면의 페로몬 수용체와 결합하기 위해 이동하는 과정에서, 페로몬결합단백질의 결합 특성이 이 감각기의 특정 페로몬 성분에 대한 특화된 반응과 밀접한 관련이 있는 것으로 보인다. 예를 들어, 매미나방(*Lymantria dispar*)에서는 페로몬결합단백질이 페로몬 성분에 아주 특화된 결합력을 보여 페로몬결합단백질이 서로 다른 페로몬 광학이성질체들을 구분할 수 있다고 보고되었다(Plettner et al., 2000). 이 연구에서 두 가지 페로몬결합단백질 중 하나는 페로몬 성분인 (+)-enantiomer에 강하게 결합하고, 다른 하나는 강한 기피 효과를 나타내는 (-)-enantiomer에 특이적인 결합력을 나타냈다. 하지만, 어떤 나방에서는 페로몬결합단백질이 페로몬 성분뿐 아니라 식물 냄새물질과도 잘 결합한다고 보고되었는데, 이것의 생리적, 행동적 의미는 아직 불분명하다. 수용체와 결합했던 페로몬 분자는 신호 발생 후 수용체에서 분리되어 페로몬 분해효소(PDE: pheromone-degrading enzyme)에 의해 분해되어 비활성화 되는 것으로 보인다. 페로몬 분해효소가 어느 정도 특이적으로 페로몬의 분해에 관여하는 것으로 보이지만, 담배겨세미나방과 유사한 *Spodoptera littoralis*에서는 동일한 페로몬 분해효소가 페로몬과 식물 냄새 물질을 모두 분해하는 것으로 알려졌으며(Durand et al., 2011), 이러한 특성을 갖는 페로몬 분해효소가 다른 몇 종의 나방에서도 확인되었다(Vogt and Riddiford, 1981; Vogt et al., 1985; Ishida and Leal, 2005).

페로몬 반응의 전기생리적 측정: EAG, GC-EAD 및 SSR

앞에서 설명하였듯이 페로몬에 반응하여 냄새감각세포에서 발생한 수용전위와 활동전위는 작은 전기적인 신호이기 때문에 실시간으로 증폭하여 측각전도도(EAG: electroantennogram)나 단감각기기록(SSR: single sensillum recording)을 통해 직접 관찰할 수 있고, EAG를 가스크로마토그래프(GC: gas chromatograph)와 연결하여 화학 성분과 측각의 반응을 동시

에 측정하는 기술이 GC-EAD(coupled gas chromatograph-electroantennogram detection)이며, 이러한 전기생리학적 기술은 많은 곤충에서 페로몬 동정에 중요하게 사용되어 왔다.

EAG는 촉각에 있는 많은 냄새감각기들의 반응을 종합적으로 측정하는 기술로, EAG를 사용하면 여러가지 페로몬 등 냄새 물질들에 대한 수컷 나방 촉각의 반응을 비교적 간단하고 빠르게 측정하여 그 개체의 여러 물질에 대한 반응성을 파악할 수 있는데, 보통 페로몬 성분들은 수컷 촉각에서 다른 물질들에 비해 훨씬 강한 EAG 반응을 일으킨다. 예를 들어, 포충나방과에 속한 *Chilo partellus* 수컷에서 EAG 반응을 측정하여 두 페로몬 주성분인 (Z)-11-hexadecenal(Z11-16:Ald)과 (Z)-11-hexadecenol(Z11-16:OH)에 다른 성분보다 큰 EAG 반응을 일으키는 것이 확인된 바 있다(Hansson et al., 1995). GC-EAD는 나방을 포함한 많은 곤충들의 페로몬 동정에 아주 효율적으로 이용되어 온 기술로, 이를 이용하면 페로몬 성분 후보물질들을 빠르고 정확하게 동정할 수 있다.

단감각기기록(SSR)은 냄새감각기에 들어 있는 각 냄새감각세포들의 반응성을 측정하는 전기생리학적 기술로 이를 이용해서 여러가지 타입의 페로몬 감각기에 들어 있는 냄새감각세포들의 반응 특성을 파악할 수 있다. 한 개의 페로몬 감각기에는 보통 1-3개의 냄새감각세포가 존재하며, SSR을 할 때 측정되는 활동전위(action potential; spike)의 크기에 따라 한 냄새감각기에 존재하는 서로 다른 냄새감각세포들을 구분할 수 있다. 이 때 성페로몬 주성분에 반응하는 냄새감각세포의 수상돌기는 부성분에 반응하는 냄새감각세포의 수상돌기에 비해 굵으며(Ammagarahalli and Gemeno, 2014; Baker et al., 2012), 따라서 이 냄새감각세포로부터 발생하는 활동전위의 크기가 더 크다는 설명이 있는데(Meng et al., 1989; Hansson et al., 1994; Kumar and Keil, 1996; Koutroumpa et al., 2014; Jing et al., 2019), 이것이 일반적인 현상인지는 아직 불분명하다. 하지만, SSR에서 관찰되는 활동전위의 크기가 일정한 경우 이들이 모두 하나의 냄새감각세포에서 나온 신호라는 절대적인 증거는 될 수 없다. 예를 들어, 나방에서 SSR을 하여 비슷한 크기의 활동전위만들이 관찰된 결과를 근거로 이 감각기에는 한 개의 냄새감각세포만이 존재한다는 결론을 내린 보고들이 있는데(Baker et al., 2012; Wu et al., 2013), 이것이 절대적인 증거는 될 수 없으며 따라서 이들 연구에서 조사된 냄새감각기에 냄새감각세포가 하나 이상 존재할 가능성을 배제할 수는 없을 것이다. 이러한 경우 SSR을 할 때 대상 냄새감각기에 존재하는 냄새감각세포의 수를 보다 확실하게 파악할 수 있는 방법을 개발한다면 좋을 것이다.

비슷한 성페로몬 조성을 갖는 두 유사종 자나방류인 *Ectropis*

*grisea*와 *E. obliqua* 수컷의 촉각에 있는 냄새감각기들의 분포와 이들의 이 종의 성페로몬 성분들에 대한 SSR 반응을 조사한 한 연구에서, 수컷의 성페로몬에 대한 반응 차이는 냄새감각기의 분포와 관련이 있다고 설명되었다(Jing et al., 2019). 이 연구에서는 수컷 촉각에 있는 전체 성페로몬 감각기의 형태와 밀도는 두 종 사이에 비슷한데, 성페로몬 감각세포를 갖고 있는 세 가지 타입의 감각기의 반응 특성을 두 종 간에 비교할 때, 각 종의 페로몬 성분에 특화된 반응을 보이는 냄새감각세포를 함유한 특정 타입의 감각기가 이 성분을 성페로몬으로 사용하는 종의 촉각에 더 많이 분포한다고 하면서, 각 타입 감각기의 분포(밀도)가 해당 종의 페로몬 조성 비율과 일치한다고 했는데, 이것이 일반적인 것인지 연구해 보는 것은 흥미로운 것이다.

연구가 많이 이뤄진 나방 중에서도 페로몬 감각기에 들어 있는 냄새감각세포들 중에서 그 리간드(ligand)를 알지 못하는 경우가 종종 있다(Berg et al., 1998; Lee, 2006; Lee et al., 2006). 예를 들어 *H. virescens*에 대한 한 연구에서는, 하나의 페로몬 감각기에 존재하는 두 개의 냄새감각세포에 각각 두 가지 다른 냄새수용체(OR)들이 발현되는 것을 *in situ hybridization*으로 밝혔는데, 이 중 하나는 페로몬 주성분과 결합하지만 다른 하나는 아직 리간드가 밝혀져 있지 않으며, 이것은 이전의 전기생리 연구 결과와도 일치하는데(Krieger et al., 2009; Baker, 2009), 이런 경우처럼 수컷 나방 촉각의 수컷 특이적 냄새감각기에 존재하는 냄새감각세포들 중에서 리간드가 알려지지 않은 경우가 흔할 것이라는 예측이 있었다(Krieger et al., 2009). 이와 같이, 다른 여러 나방에서도 이러한 연구를 수행하고, 수컷 특이적 냄새감각기 안에 있는 여러 냄새감각세포들 중에서 리간드가 파악되지 않은 냄새감각세포들의 리간드를 밝히고, 이를 통해 새로 동정되는 냄새활성물질들의 해당 종에 대한 행동 활성을 밝힌다면 이들의 페로몬 관련 냄새통신 시스템을 이해하는데 큰 도움이 될 것이다.

나방의 성페로몬 감각 세포

페로몬 감각세포에 있는 페로몬 수용체(OR)의 결합 특성과 이에 따른 페로몬 감각세포의 반응은 특정 성분에 대해 고도로 전문화되어 있다는 것이 일반적인 생각이지만(Nakagawa et al., 2005; Zhang and Löfstedt, 2015), 일부 나방에서는 냄새수용체가 비교적 광범위한 반응 특성을 갖는다는 것이 보고되어 있다(Wanner et al., 2010; Liu et al., 2013). 동일한 반응 특성을 갖는 페로몬 감각세포들의 축색돌기는 뇌의 촉각엽에 있는 거대사구체(macro-glomerular complex: MGC)의 특정 사구체 부분으로 모이게 되며, 따라서 해당 사구체의 크기는 촉각에 존

재하는 이 타입 냄새감각세포의 수를 반영한다(Christensen and Hildebrand, 1987; Hansson and Sylvania, 2000; Masse et al., 2009; Kuebler et al., 2012; Brill et al., 2013; Jing et al., 2019). 일반적으로, 가장 밀도가 높은 냄새감각세포들이 페로몬 주성분에 특화되어 있고 이들의 축색돌기는 MGC의 가장 큰 사구체에 연결되며, 부(minor) 성분에 특화된 냄새감각세포들은 그 밀도가 훨씬 적다고 제안되었는데(Jing et al., 2019), 이것이 일반적인 현상인지 알아본다면 흥미로운 것이다. 한 가지 주목할 것은, 하나의 감각기에 페로몬 주성분과 부(minor) 성분에 특화된 냄새감각세포들이 함께 들어 있는 경우가 많기 때문에, 이러한 설명이 그대로 반영되지는 않는다는 점이다.

나방의 성페로몬 감각세포의 구성

수컷 촉각의 성페로몬 감각기에는 보통 1-3개의 냄새감각세포가 존재하여 각각 서로 다른 페로몬 또는 관련 성분에 전문화되어 있다. 하지만, 유럽조명나방(*Ostrinia nubilalis*)의 경우에는 수컷 촉각에 한 가지 종류의 페로몬 감각기만이 존재하며, 각 감각기에는 세 개의 냄새감각세포가 있고, 이들은 각각 두 개의 페로몬 주성분과 길항물질(antagonist)에 특화되어 있다(Koutroumpa et al., 2014). 따라서, 비슷한 물질을 성페로몬으로 사용하는 이와 유사종인 조명나방(*O. furnacalis*)의 수컷 촉각도 같은 시스템을 갖고 있는지 알아본다면 흥미로운 것이다. 담배박각시나방(*Manduca sexta*) 수컷의 촉각에 있는 모든 냄새감각세포들 중에서 약 32%가 수컷 특이적인 긴털감각기에 들어 있는 페로몬 감각세포라고 보고된 바 있으며(Stengl, 2010), 이처럼 수컷 나방에서 페로몬 주성분에 특화된 냄새감각세포의 수는 여러가지 종류의 냄새감각세포들 수 중에서 가장 많다고 생각되고 있다(Baker et al., 2012; Koutroumpa et al., 2014).

나방 성페로몬 감각세포의 역할

수컷 나방 촉각의 페로몬 감각기에는 페로몬 성분이 아닌 길항물질(antagonist)에 특화된 냄새감각세포들이 존재하는데(Almaas and Mustaparta, 1991; Wang et al., 2021), 이들은 동종의 페로몬 성분 인식을 보다 정확히 하고 다른 종과의 구분을 더 잘 할 수 있는 역할을 한다고 생각되고 있다. 예를 들어, 검거세미나방(*Agrotis ipsilon*)과 거세미나방(*A. segetum*)은 각각 세 가지 성분을 성페로몬으로 사용하는데, 두 종 공통인 두 성분[(Z)-7-dodecenyl acetate(Z7-12:Ac) 및 (Z)-9-tetradecenyl acetate(Z9-14:Ac)]에 전문화된 냄새감각세포 외에 *A. segetum*

의 페로몬 성분인 (Z)-5-decenyl acetate(Z5-10:Ac)에 대해 전문적인 반응을 하는 냄새감각세포가 *A. segetum* 외에도 *A. ipsilon*의 촉각에 존재하며, 이는 유사종인 두 종 간의 종간 격리에 큰 도움이 되는 것으로 생각되었다(Renou et al., 1996). 이와 마찬가지로, 왕담배나방(*H. armigera*)도 동종의 페로몬은 아니나 유사종의 페로몬 성분인 (Z)-11-hexadecenol(Z11-16:OH)에 전문적으로 반응하는 냄새감각세포가 수컷 촉각에 있어서 유사종들의 성페로몬을 인식함으로써 이들과의 구분에 도움이 된다고 여겨진다(Chang et al., 2017). 이렇듯, 나방의 성페로몬 길항성분들은 동종이 아닌 같은 그룹에 속하는 다른 종의 암컷에서 방출된다는 것이 일반적인 인식이다. 하지만, 최근 왕담배나방에 대한 연구에 따르면, 동종의 암컷이 미성숙 상태에서 성페로몬 길항성분을 방출하여 이 종의 수컷이 미성숙 단계에 있는 암컷에 유인되는 것을 억제한다는 보고가 있다(Chang et al., 2017). 성페로몬 성분을 감지하는 냄새감각세포들은 각각 특정 농도의 성페로몬을 감지하기에 적합하도록 되어 있다는 설명이 있다. 검거세미나방의 단세포기록 및 화학분석 실험을 통한 연구를 통해, 이 나방 수컷 페로몬 감각세포의 페로몬 감지는 실제 야외에서의 비행시 페로몬 냄새기둥에서 만날 수 있는 페로몬 냄새기둥의 농도 특성에 가장 적합하게 반응하도록 만들어져 있다고 보고되었다(Levakova et al., 2018).

동일 페로몬 감각기에 공존하는 이중감각세포 (Co-compartmentalization)

많은 경우, 수컷 나방의 페로몬 감각기에는 두 개 또는 세 개의 냄새감각세포들이 존재하며 각 냄새감각세포는 특정 성분에 전문화되어 있는데(Wang et al., 2021), 왜 특정 타입의 냄새감각세포들이 같은 냄새감각기에 함께 들어 있는지('co-compartmentalization')는 아직 분명치 않다. 특히, 한 감각기에 동종의 성페로몬을 감지하는 냄새감각세포와 길항성분에 특화된 냄새감각세포가 함께 들어 있는 경우가 많이 발견된다. 왕담배나방의 경우 수컷 특이적인 C-타입 감각기에는 두 개의 냄새감각세포가 들어 있는데, 하나는 이 종의 페로몬 주성분인 (Z)-9-tetradecenyl(Z9-14:Ald)에 특화되어 있고, 다른 하나는 길항성분인 Z11-16:OH에 특화되어 있다(Chang et al., 2017). 원시나방류인 *Eriocrania* 좀날개나방류 수컷에서도 같은 양상(페로몬 냄새감각세포와 antagonist OSN이 함께 들어 있는)을 보인다(Larsson et al., 2002). 이러한 서로 다른 냄새감각기의 co-compartmentalization이 나방이 페로몬을 탐지할 때 특정 성분에 대한 시공간적 분해능을 극대화 한다는 견해가 있다. Baker (2009)는 이러한 페로몬 감각기에는 서로 다른 냄새감각

세포의 co-compartmentalization은 나방의 해당 성분들에 대한 고정된(stereotypical) 행동 반응을 유발하며, 항상 두 개의 서로 다른 페로몬 관련 물질들에 반응한다고 하면서, 이 두 성분이 모두 페로몬 성분일 경우에는 두 냄새감각세포의 co-compartmentalization은 두 성분의 비율을 정확히 파악/분별하는데 도움이 될 것이고, 다른 경우 co-compartmentalization 된 두 개의 냄새감각세포들 중 한 냄새감각세포는 길항적 작용을 하는 다른 종의 페로몬 성분에 특화되어 있고, 이 경우 시공간적 탐지 에러(time-space reporting error)를 줄임으로써 냄새가닥의 조성 파악을 개선하는 효과가 있을 것이라고 했다(Baker and Fadamiro, 1998; Todd and Baker, 1999; Baker, 2009).

곤충에서 한 종류의 냄새감각세포에서는 한 종류의 냄새수용체(OR)만이 발현된다는 생각(one OSN-one OR principle)은 여러 연구를 통해 그렇지 않은 경우들이 보고되고 있다(Goldman et al., 2005; Domingue et al., 2007). 예를 들어, 유럽 조명나방에서 페로몬 감각기에 들어 있는 세 개의 냄새감각세포들 중 이 종의 두 가지 페로몬 성분에 특화된 두 개의 냄새감각세포들은 각각 해당 냄새수용체(OR)들만 발현하는 반면에, 길항성분에 특화된 세 번째 냄새감각세포는 여러가지 길항성분 물질에 특화된 최소 5 가지의 OR들을 동시에 발현하는데, 이는 동종과 여러 가지 타종 구분을 보다 원활히 하기 위한 것이라고 해석되었다(Koutroumpa et al., 2014).

페로몬 감각기에 있는 식물 냄새 감각세포

수컷 나방의 페로몬에 대한 반응 행동이 식물 냄새물질에 의해 영향을 받는다는 보고들과 더불어(Light et al., 1993; Reddy and Guerrero, 2000; Deng et al., 2004; Yang et al., 2004), 나방 수컷의 짝 찾기 행동은 단순히 성페로몬만에 대한 반응이 아니고 성페로몬과 다른 환경 냄새물질들과의 상호작용에 의하는 것이라는 주장이 제기되고 있다(Borrero-Echeverry et al., 2018). 담배겨세미나방류(*S. littoralis*)의 경우 식물 냄새물질이 수컷의 성페로몬에 대한 반응에 영향을 미쳐서, 이 종의 수컷이 페로몬만 있을 경우에는 유사종의 페로몬에도 유인되지만, 식물 냄새물질이 페로몬과 함께 탐지될 경우 동종의 페로몬에 대한 상대적 반응성이 훨씬 증가한다고 보고되었다(Borrero-Echeverry et al., 2018). 행동 실험을 통해, 식물 성분이 페로몬에 대한 나방 수컷의 반응을 증가시키거나(Dickens et al., 1993; Light et al., 1993; Yang et al., 2004; Schmidt-Büsser et al., 2009) 억제한다는(Pregitzer et al., 2012; Jung et al., 2013; Party et al., 2013; Rouyar et al., 2015; Badeke et al., 2016; Lebreton et al., 2017) 연구 결과들이 보고되고 있어서, 식물 냄새물질이 수컷

나방의 성페로몬 관련 행동에 미치는 영향은 종에 따라 다른 것으로 보인다(Lebreton et al., 2017). 최근 연구에서는, 나방 수컷의 페로몬에 대한 유인 반응이 기주식물 냄새물질에 의해서 강화될 수 있는데, 이렇게 함으로써 더 많은 수컷이 기주식물 주변으로 유인되어 성페로몬을 방출하는 동종의 암컷을 찾는 데 걸리는 시간을 단축할 수 있다고 해석되었다(Pasqual et al., 2021).

이처럼, 수컷 나방은 기주식물에 특화된 전문감각기를 이용해서 동종의 암컷이 있는 위치를 찾는 효율을 높일 수 있는 것으로 보인다(Rouyar et al., 2015). 이와 관련하여, 수컷의 성페로몬 감각기에 페로몬 성분에는 반응하지 않고 특정 식물 냄새물질에 전문적으로 반응하는 냄새감각세포가 들어 있는 경우가 있는데, 왜 이러한 냄새감각세포가 존재하는지, 그리고 이러한 냄새감각세포에 특이적인 활성을 나타내는 식물 냄새물질이 이 곤충에 어떤 역할을 하는지는 아직 불분명하지만, 한 가지 가능성은 그 냄새감각세포에 특화된 식물 냄새와 성페로몬 성분을 동시에 감지함으로써 시공간적 냄새 탐지 분해능을 높여 동종의 암컷 탐지에 보다 정확성을 가질 수 있다는 것이다. 수컷 검거세미나방에서는 식물 냄새물질이 페로몬 냄새감각세포를 직접 자극하여 동력자(agonist) 역할을 한다는 보고도 있다(Rouyar et al., 2015). 이와 비슷한 결과가 노랑초파리(*Drosophila melanogaster*)에서도 보고된 바 있는데, 이 연구에서는 페로몬에 특화된 한 냄새수용체(OR)와 식물냄새물질에 특화된 한 OR 이렇게 두 가지의 OR이 동일한 냄새감각세포에서 발현되며 이 냄새감각세포가 종특이적인 원거리 통신을 매개하고, 이러한 식물냄새물질이 유사종인 *D. simulans*와 이 종 사이의 종간 격리에 중요한 역할을 한다고 주장되었다(Lebreton et al., 2017). 이와 관련한 최근 연구에 따르면, 나방의 수컷 페로몬 전문감각기에 있는 페로몬결합단백질(PBP)이 페로몬 성분 뿐 아니라 특정 식물 냄새성분과도 잘 결합하는 경우가 있는데(Sun et al., 2019; Zhang et al., 2021), 이것이 페로몬 감각기 냄새감각세포의 식물 성분에 대한 전문적 반응과 연관이 있는지는 아직 불분명하다. 페로몬 감각기에서 발견되는 식물 냄새성분에 특화된 냄새감각세포와는 별도로, 페로몬에 특화된 냄새감각세포의 반응성이 식물 냄새물질에 의해 조절된다는 보고가 있다(Party et al., 2009; 2013). 예를 들어, 담배겨세미나방류(*S. littoralis*)에서 이종의 페로몬 주성분(*Z,E*)-9,11-tetradecadienyl acetate(*Z9E11-14:Ac*)에 대한 페로몬 냄새감각세포의 반응성이 몇 가지 식물 냄새물질(linalool, geraniol, geranyl acetate, linalyl acetate)에 의해 감소한다고 보고되었다(Party et al., 2009).

사 사

나방의 성페로몬 시스템에 대한 연구에 발을 들여 곤충의 화학생태 분야에 매료될 수 있도록 이끌어주신 고 부경생 교수님께 깊이 감사드립니다.

저자 직책 & 역할

박계청: 뉴질랜드 식물식품연구소, 연구원, 논문 작성

저자는 원고를 읽고 투고에 동의하였음.

Literature Cited

- Allison, J.D., Cardé, R.T., 2008. Male pheromone blend preference function measured in choice and no-choice wind tunnel trials with almond moths, *Cadra cautella*. *Anim. Behav.* 75, 259-266.
- Almaas, T.J., Mustaparta, H., 1991. *Heliothis virescens*: response characteristics of receptor neurons in sensilla trichodea type 1 and type 2. *J. Chem. Ecol.* 17, 953-972.
- Ammagarahalli, B., Gemenio, C., 2014. Response profile of pheromone receptor neurons in male *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Insect Physiol.* 71, 128-136.
- Anderson, P., Sadek, M.M., Hansson, B.S., 2003. Pre-exposure modulates attraction to sex pheromone in a moth. *Chem. Senses.* 28, 285-291.
- Anderson, P., Hansson, B.S., Nilsson, U., Han, Q., Sjöholm, M., Skals, N., Anton, S., 2007. Increased behavioral and neuronal sensitivity to sex pheromone after brief odor experience in a moth. *Chem. Senses* 32, 483-491.
- Ando, T., Inomata, S., Yamamoto, M., 2004. Lepidopteran Sex Pheromones. In: Schulz, S. (Ed.), *The chemistry of pheromones and other semiochemicals I, topics in current chemistry*. Vol. 96. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Badeke, E., Haverkamp, A., Hansson, B.S., Sachse, S., 2016. A challenge for a male noctuid moth? Discerning the female sex pheromone against the background of plant volatiles. *Frontiers Physiol.* 7, 143. doi: 10.3389/fphys.2016.00143
- Baker, T.C., 2002. Mechanism for saltational shifts in pheromone communication systems. *Proc. Natl Acad. Sci.* 99, 13368-13370.
- Baker, T.C., 2009. Nearest neural neighbors: moth sex pheromone receptors HR11 and HR13. *Chem. Senses* 34, 465-468.
- Baker, T.C., Cardé, R.C., 1979. Endogenous and exogenous factors affecting periodicities of female calling and male sex pheromone response in *Grapholitha molesta* (Busck). *J. Insect Physiol.* 25, 943-950.
- Baker, T.C., Domingue, M.J., Myrick, A.J., 2012. Working range of stimulus flux transduction determines dendrite size and relative number of pheromone component receptor neurons in moths. *Chem. Senses* 37, 299-313.
- Baker, T.C., Fadamiro, H., 1998. Moth uses fine tuning for odour resolution. *Nature* 393, 530.
- Baker, T.C., Willis, M., Haynes, K.F., Phelan, P.L., 1985. A pulsed cloud of sex pheromone elicits upwind flight in male moths. *Physiol. Entomol.* 10, 257-265.
- Barrozo, R.B., Jarriault, D., Deisig, N., Gemenio, C., Monsempes, C., Lucas, P., Gadenne, C., Anton, S., 2011. Mating-induced differential coding of plant odour and sex pheromone in a male moth. *Eur. J. Neurosci.* 33, 1841-1850.
- Bartell, R.J., Roelofs, W.L., 1973. Inhibition of sexual response in males of the moth *Argyrotea velutinana* by brief exposures to synthetic pheromone or its geometrical isomer. *J. Insect Physiol.* 19, 655-661.
- Berg, B.G., Almaas, T.J., Bjaalie, J.G., Mustaparta, H., 1998. The macroglomerular complex of the antennal lobe in the tobacco budworm *Heliothis virescens*: specified subdivision in four compartments according to information about biologically significant compounds. *J. Comp. Physiol. A.* 183, 669-682.
- Borrero-Echeverry, F., Bengtsson, M., Nakamura, K., Witzgall, P., 2018. Plant odor and sex pheromone are integral elements of specific mate recognition in an insect herbivore. *Evolution* 72, 2225-2233.
- Brill, F.M., Rosenbaum, T., Reus, I., Kleineidam, J.C., Nawrot, P.M., Rössler, W., 2013. Parallel processing via a dual olfactory pathway in the honeybee. *J. Neurosci.* 33, 2443-2456.
- Butenandt, A., Beckmann, R., Stamm, D., Hecker, E., 1959. Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners, *Bombyx mori*: Reindarstellung und Konstitution. *Z. Naturforsch* 14, 283-284.
- Castrovilho, P.J., Cardé, R.T., 1979. Environmental regulation of female calling and male pheromone response periodicities in the codling moth (*Laspeyresia pomonella*). *J. Insect Physiol.* 25, 659-667.
- Chang, H., Liu, Y., Ai, D., Jiang, X., Dong, S., Wang, G., 2017. A pheromone antagonist regulates optimal mating time in the moth *Helicoverpa armigera*. *Curr. Biol.* 27, 1610-1615.
- Chemnitz, J., Jentschke, P.C., Ayasse, M., Steiger, S., 2015. Beyond species recognition: somatic state affects long-distance sex pheromone communication. *Proc. Biol. Sci.* 282, 20150832.
- Choi, M.Y., Fuerst, E.J., Rafaeli, A., Jurenka, R., 2003. Identification of a G protein-coupled receptor for pheromone biosynthesis activating neuropeptide from pheromone glands of the moth *Helicoverpa zea*. *Proc. Natl Acad. Sci.* 100, 9721-9726.
- Christensen, T., Hildebrand, G.J., 1987. Male-specific, sex pheromone-selective projection neurons in the antennal lobes of the moth *Manduca sexta*. *J. Comp. Physiol. A.* 160, 553-569.
- Cotton, S., Fowler, K., Pomiankowski, A., 2004. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proc. Biol. Sci.* 271,

- 771-783.
- De Bruyne, M., Baker, T.C., 2008. Odor detection in insects: volatile codes. *J. Chem. Ecol.* 34, 882-897.
- Deng, J-Y., Wei, H., Huang, Y-P., Du, J-W., 2004. Enhancement of attraction to sex pheromones of *Spodoptera exigua* by volatile compounds produced by host plants. *J. Chem. Ecol.* 30, 2037-2045.
- Dickens, J.C., Smith, J.W., Light, D.M., 1993. Green leaf volatiles enhance sex attractant pheromone of the tobacco budworm, *Heliothis virescens* (Lep.: Noctuidae). *Chemoecol.* 4, 175-177.
- Domingue, M.J., Musto, C.J., Linn, Jr. C.E., Roelofs, W.L., Baker, T.C., 2007. Altered olfactory receptor neuron responsiveness in rare *Ostrinia nubilalis* males attracted to the *O. furnacalis* pheromone blend. *J. Insect Physiol.* 53, 1063-1071.
- Durand, N., Carot-Sans, G., Bozzolan, F., Rosell, G., Siaussat, D., Debernard, S., Chertemps, T., Maibéche-Coisne, M., 2011. Degradation of pheromone and plant volatile components by a same odorant-degrading enzyme in the cotton leafworm, *Spodoptera littoralis*. *PLoS ONE* 6, e29147. doi: 10.1371/journal.pone.0029147
- Fabre, J.H., 1913. The great peacock moth. in: Teale, E.W. (Ed.), *The insect world of J. Henri Fabre*. 1964. Dodd, Mead & Co., New York.
- Figueredo, A.J., Baker, T.C., 1992. Reduction of the response to sex pheromone in the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) following successive pheromonal exposures. *J. Insect Behav.* 5, 347-363.
- Goldman, A.L., van Naters, W.V., Lessing, D., Warr, C.G., Carlson, J.R., 2005. Coexpression of two functional odor receptors in one neuron. *Neuron* 45, 661-666.
- Gómez, V.R.C., Nieto, G., Valdes, J., Castrejón, F., Rojas, J.C., 2003. The antennal sensilla of *Zamagiria dixolophella* Dyar (Lepidoptera: Pyralidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 96, 672-678.
- Gonzalez-Karlsson, A., Golov, Y., Steinitz, H., Moncaz, A., Halon, E., Horowitz, R., Goldenberg, I., Gurka, R., Liberzon, A., Soroker, V., Jurenka, R., Harari, A.R., 2021. Males perceive honest information from female released sex pheromone in a moth. *Behavior. Ecol.* 32, 1127-1137.
- Hansson, B.S., Blackwell, A., Hallberg, E., Löfqvist, J., 1995. Physiological and morphological characteristics of the sex pheromone detecting system in male corn stemborers, *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Insect Physiol.* 41, 171-178.
- Hansson, B.S., Hallberg, E., Löfstedt, C., Steinbrecht, R.A., 1994. Correlation between dendrite diameter and action potential amplitude in sex pheromone specific receptor neurons in male *Ostrinia nubilalis*. *Tissue and Cell*, 26, 503-512.
- Hansson, B.S., Sylvania, A., 2000. Function and morphology of the antennal lobe: New developments. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 203-231.
- Harari, A.R., Zahavi, T., Thiéry, D., 2011. Fitness cost of pheromone production in signaling female moths. *Evolution* 65, 1572-1582.
- Ishida, Y., Leal, W.S., 2005. Rapid inactivation of a moth pheromone. *Proc. Natl Acad. Sci.* 102, 14075-14079.
- Jacob, V., Monsempès, C., Rospars, J.P., Masson, J.B., Lucas, P., 2017. Olfactory coding in the turbulent realm. *PLoS Comput Biol.* 13, e1005870.
- Jing, L., Zhaoqun, L., Zongxiu, L., Xiaoming, C., Lei, B., Zhaojun, X., Chen, Z., 2019. Comparison of male antennal morphology and sensilla physiology for sex pheromone olfactory sensing between sibling moth species: *Ectropis grisescens* and *Ectropis obliqua* (Geometridae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 101, e21545. doi: 10.1002/1rch.21545
- Judd, G.J.R., Gardiner, M.G.T., DeLury, N.C., Karg, G., 2005. Reduced antennal sensitivity, behavioural response, and attraction of male codling moths, *Cydia pomonella*, to their pheromone (*E,E*)-8,10-dodecandien-1-ol following various pre-exposure regimes. *Entomol. Exp. Appl.* 114, 63-78.
- Jung, C.R., Jung, J.K., Kim, Y., 2013. Effects of different sex pheromone compositions and host plants on the mating behavior of two *Grapholita* species. *J. Asia-Pacific Entomol.* 16, 507-512.
- Jurenka, R., 2017. Regulation of pheromone biosynthesis in moths. *Curr. Opinion Insect Sci.* 24, 29-35.
- Justus, K.A., Carde, R.T., French, A.S., 2005. Dynamic properties of antennal responses to pheromone in two moth species. *J. Neurophysiol.* 93, 2233-2239.
- Kaissling, K.E., 1996. Peripheral mechanisms of pheromone reception in moths. *Chem. Senses* 21, 257-268.
- Kaissling, K.-E., Priesner, E., 1970. Smell threshold of the silkmoth. *Naturwissenschaften* 57, 23-28.
- Kanno, H., 1981. Mating behaviour of the rice stem borer moth, *Chilo suppressalis* Walker (Lepidoptera: Pyralidae). V. Critical illumination intensity for female calling and male sexual response under various temperatures. *Appl. Entomol. Zool.* 16, 179-185.
- Karlson, P., Luscher, M., 1959. Pheromones: a new term for a class of biologically active substances. *Nature* 183, 55-66.
- Kárpáti, Z., Tasin, M., Cardé, R.T., Dekker, T., 2013. Early quality assessment lessens pheromone specificity in a moth. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 7377-7382.
- Keil, T., 1989. Fine structure of the pheromone-sensitive sensilla on the antenna of the hawkmoth, *Manduca sexta*. *Tissue Cell* 21, 139-151.
- Kennedy, J.S., Ludlov, A.R., Sanders, D.J., 1981. Guidance of flying male moths by wind-born sex pheromone. *Physiol. Entomol.* 6, 395-412.
- Koehl, M.A.R., 2006. The fluid mechanics of arthropod sniffing in turbulent odor plumes. *Chem. Senses* 31, 93-105.
- Koutroumpa, F.A., Kárpáti, Z., Monsempes, C., Hill, S.R., Hansson, B.S., Jacquin-Joly, E., Krieger, J., Dekker, T., 2014. Shifts in sensory neuron identity parallel differences in pheromone preference in the European corn borer. *Front. Ecol. Evol.* 2, 00065.

doi: 10.3339/fevo.2014.00065

- Kozlov, M.V., Zhu, J., Philipp, P., Francke, W., Zvereva, E.L., Hansson, B.S., Löfstedt, C., 1996. Pheromone specificity in *Eriocrania semipurpurella* (Stephens) and *E. sangii* (Wood) (Lepidoptera: Eriocraniidae) based on chirality of semiochemicals. *J. Chem. Ecol.* 22, 431-454.
- Krieger, J., Gondesén, I., Forstner, M., Gohl, T., Dewar, Y., Breer, H., 2009. HR11 and HR13 receptor-expressing neurons are housed together in pheromone-responsive sensilla trichodea of male *Heliothis virescens*. *Chem. Senses* 34, 469-477.
- Kuebler, S.L., Schubert, M., Kárpáti, Z., Hansson, B.S., Olsson, S.B., 2012. Antennal lobe processing correlates to moth olfactory behavior. *J. Neurosci.* 32, 5772-5782.
- Kumar, G.L., Keil, T.A., 1996. Pheromone stimulation induces cytoskeletal changes in olfactory dendrites of male silkworms (Lepidoptera, Saturniidae, Bombycidae). *Naturwissenschaften* 83, 476-478.
- Larsson, M.C., Hallberg, E., Kozlov, M.V., Francke, W., Hansson, B.S., Löfstedt, C., 2002. Specialized olfactory receptor neurons mediating intra- and interspecific chemical communication in leafminer moths *Eriocrania* spp. (Lepidoptera: Eriocraniidae). *J. Exp. Biol.* 205, 989-998.
- Larsson, M.C., Hansson, B.S., 1998. Receptor neuron responses to potential sex pheromone components in the caddisfly *Rhyacophila nubile* (Trichoptera: Rhyacophilidae). *J. Insect Physiol.* 44, 189-196.
- Lebreton, S., Borrero-Echeverry, F., Gonzalez, F., Solum, M., Wallin, E.A., Hedenström, E., Hansson, B.S., Gustavsson, A.L., Bengtsson, M., Birgersson, G., Walker III, W.B., Dweck, H.K.M., Becher, P.G., Witzgall, P., 2017. A *Drosophila* female pheromone elicits species-specific long-range attraction via an olfactory channel with dual specificity for sex and food. *BMC Biology* 15, 88. doi: 10.1186/s12915-017-0427-x
- Lee, J.K., Strausfeld, N.J., 1990. Structure, distribution, and number of surface sensilla and their receptor cells on the antennal flagellum of the male sphinx moth *Manduca sexta*. *J. Neurocytol.* 19, 519-538.
- Lee, S.G., 2006. Pheromone-related olfactory neuronal pathways of male heliothine moths. PhD thesis. The Pennsylvania State University. pp. 120-166.
- Lee, S.G., Vickers, N.J., Baker, T.C., 2006. Glomerular targets of *Heliothis subflexa* male olfactory receptor neurons housed within long trichoid sensilla. *Chem. Senses* 9, 821-834.
- Levakova, M., Kostal, L., Monsempès, C., Jacob, V., Lucas, P., 2018. Moth olfactory receptor neurons adjust their encoding efficiency to temporal statistics of pheromone fluctuations. *PLoS Comput. Biol.* 14, e1006586
- Light, D.M., Flath, R.A., Buttery, R.G., Zalom, F.G., Rice, R.E., Dickens, J.C., Jang, E.B., 1993. Host-plant green-leaf volatiles synergize the synthetic sex pheromones of the corn earworm and codling moth (Lepidoptera). *Chemoecol.* 4, 145-152.
- Liu, C., Liu, Y., Walker, W.B., Dong, S., Wang, G., 2013. Identification and functional characterization of sex pheromone receptors in beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner). *Insect Biochem. Mol. Biol.* 43, 747-754.
- Löfstedt, C., Butlin, R.K., Guilford, T., Krebs, J.R., 1993. Moth pheromone genetics and evolution. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 340, 167-177.
- Löfstedt, C., Wahlberg, N., Millar, J.M., 2016. Evolutionary patterns of pheromone diversity in Lepidoptera, in: Allison, J.D., Cardé, R.T. (Eds.), *Pheromone communication in moths: evolution, behavior and application*. University of California Press, Oakland, pp. 43-78.
- Mafra-Neto, A., Cardé, R.T., 1994. Fine-scale structure of pheromone plumes modulates upwind orientation of flying moths. *Nature* 369, 142-144.
- Maitani, M.M., Allara, D.L., Park, K.C., Lee, S.G., Baker, T.C., 2010. Moth olfactory trichoid sensilla exhibit nanoscale-level heterogeneity in surface lipid properties. *Arthropod Struct. Develop.* 39, 1-16.
- Masse, N.Y., Turner, C.G., Jefferis, S.X.E.G., 2009. Olfactory information processing in *Drosophila*. *Curr. Biol.* 19, 700-713.
- McNeil, J.N., 1991. Behavioral ecology of pheromone-mediated communication in moths and its importance in the use of pheromone traps. *Annu. Rev. Entomol.* 36, 407-430.
- Meng, L.Z., Wu, C.H., Wicklein, M., Kaissling, K.E., Bestmann, H.J., 1989. Number and sensitivity of three types of pheromone receptor-cells in *Antheraea pernyi* and *Antheraea polyphemus*. *J. Comp. Physiol. A.* 165, 139-146.
- Millar, J.G., 2000. Polyene hydrocarbons and epoxides: a second major class of lepidopteran sex attractant pheromones. *Annu. Rev. Entomol.* 45, 575-604.
- Murlis, J., Jones, C.D., 1981. Fine-scale structure of odour plumes in relation to distant pheromone and other attractant sources. *Physiol. Entomol.* 6, 71-86.
- Murlis, J., Willis, M.A., Cardé, R.T., 2000. Spatial and temporal structures of pheromone plumes in fields and forests. *Physiol. Entomol.* 25, 211-222.
- Murlis, J.S., Elkinton, J.S., Cardé, R.T., 1992. Odor plumes and how insects use them. *Annu. Rev. Entomol.* 37, 505-532.
- Murmu, M.S., Hanoune, J., Choi, A., Bureau, V., Renou, M., Dacher, M., Deisig, N., 2020. Modulatory effects of pheromone on olfactory learning and memory in moths. *J. Insect Physiol.* 127, 104159.
- Naka, H., Fujii, T., 2020. Chemical divergences in the sex pheromone communication systems in moths, in: Ishikawa, Y. (Ed.), *Insect sex pheromone research and beyond*, Springer, Singapore, pp. 3-18.
- Nakagawa, T., Sakurai, T., Nishioka, T., Touhara, K., 2005. Insect sex pheromone signals mediated by specific combinations of

- olfactory receptors. *Science* 307, 1638-1642.
- Nieberding, C.M., Fischer, K., Saastamoinen, M., Allen, C.E., Wallin, E.A., Hedenström, E., Brakefield, P.M., 2012. Cracking the olfactory code of a butterfly: the scent of ageing. *Ecol. Lett.* 15, 415-424.
- Party, V., Hanot, C., Büsler, D.S., Rochat, D., Renou, M., 2013. Changes in odor background affect the locomotory response to pheromone in moths. *PLoS ONE* 8, e52897.
- Party, V., Hanot, C., Said, I., Rochat, D., Renou, M., 2009. Plant terpenes affect intensity and temporal parameters of pheromone detection in a moth. *Chem. Senses* 34, 763-774.
- Pasqual, C.D., Groot, A.T., Mappes, J., Burdfield-Steel, E., 2021. Evolutionary importance of intraspecific variation in sex pheromones. *Trends Ecol. Evol.* 36, 848-859.
- Plettner, E., Lazar, J., Prestwich, E.G., Prestwich, G.D., 2000. Discrimination of pheromone enantiomers by two pheromone binding proteins from the gypsy moth *Lymantria dispar*. *Biochemistry* 39, 8953-8962.
- Pregitzer, P., Schubert, M., Breer, H., Hansson, B.S., Sachse, S., Krieger, J., 2012. Plant odorants interfere with detection of sex pheromone signals by male *Heliothis virescens*. *Front. Cell. Neurosci.* 6, 42.
- Reddy, G.V.P., Guerrero, A., 2000. Behavioral responses of the diamondback moth, *Plutella xylostella*, to green leaf volatiles of *Brassica oleracea* subsp *capitata*. *J. Agric. Food Chem.* 48, 6025-6029.
- Renou, M., Gadenne, C., Tauban, D., 1996. Electrophysiological investigations of pheromone-sensitive sensilla in the hybrids between two moth species. *J. Insect Physiol.* 42, 267-277.
- Rospars, J.P., Lánský, P., Krivan, V., 2003. Extracellular transduction events under pulsed stimulation in moth olfactory sensilla. *Chem. Senses* 28, 509-522.
- Rouyar, A., Deisig, N., Dupuy, F., Limousin, D., Wycke, M.A., Renou, M., Anton, S., 2015. Unexpected plant odor responses in a moth pheromone system. *Front. Physiol.* 6, 148. doi: 10.3389/fphys.2015.00148
- Ruther, J., Matschke, M., Garbe, L.A., Steiner, S., 2009. Quantity matters: male sex pheromone signals mate quality in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *Proc. Biol. Sci.* 276, 3303-3310.
- Schmidt-Büsler, D., Von Arx, M., Guerin, P.M., 2009. Host plant volatiles serve to increase the response of male European grape berry moths, *Eupoecilia ambiguella*, to their sex pheromone. *J. Comp. Physiol. A.* 195, 853-864.
- Shorey, H.H., Gaston, L.K., 1964. Sex pheromone of noctuid moths. III. Inhibition of male responses to the sex pheromone of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57, 775-779.
- Steinbrecht, R.A., 1997. Pore structures in insect olfactory sensilla: a review of data and concepts. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 26, 229-245.
- Stelinski, L.L., Miller, J.R., Gut, L.J., 2003. Presence of long-lasting peripheral adaptation in oblique-banded leafroller, *Choristoneura rosaceana* and absence of such adaptation in redbanded leafroller, *Agryrotaenia velutiana*. *J. Chem. Ecol.* 29, 405-423.
- Stengl, M., 2010. Pheromone transduction in moths. *Front. Cellular Neurosci.* 4. doi: 10.3389/fncel.2010.00133
- Sun, L., Wang, Q., Zhang, Y., Tu, X., Yan, Y., Wang, Q., Dong, K., Zhang, Y., Xiao, Q., 2019. The sensilla trichodea-biased EoblPBP1 binds sex pheromones and green leaf volatiles in *Ectropis obliqua* Prout, a geometrid moth pest that uses Type-II sex pheromones. *J. Insect Physiol.* 116, 17-24.
- Todd, J.L., Baker, T.C., 1999. Function of peripheral olfactory organs, in: Hansson, B.S. (Ed.), *Insect olfaction*, Springer, New York, pp. 67-96.
- Tomescu, N., Stan, G., Chis, V., Ileriu, S., Pastinaru, C., 1981. Influence of light and age on the response of males of *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae) to sexual pheromone. *Stud. Univ. Babeş* 26, 43-47.
- Tripathy, S., Peters, O.J., Staudacher, E.M., Kalwar, F.R., Hatfield, M.N., Daly, K.C., 2010. Odors pulsed at wing beat frequencies are tracked by primary olfactory networks and enhance odor detection. *Front. Cell. Neurosci.* 4, 1-14. doi: 10.3389/neuro.03.001.2010.
- Turgeon, J.J., McNeil, J.N., Roelofs, W.L., 1983. Responsiveness of *Pseudaletia unipuncta* males to the female sex pheromone. *Physiol. Entomol.* 8, 339-344.
- Vickers, N.J., Baker, T.C., 1992. Male *Heliothis virescens* maintain upwind flight in response to experimentally pulsed filaments of their sex pheromone (Lepidoptera, Noctuidae). *J. Insect Behav.* 5, 699-687.
- Vickers, N.J., Christensen, T.A., Baker, T.C., Hildebrand, J.G., 2001. Odour-plume dynamics influence the brain's olfactory code. *Nature* 410, 466-470.
- Vogt, R.G., Riddiford, L.M., 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature* 293, 161-163.
- Vogt, R.G., Riddiford, L.M., Prestwich, G.D., 1985. Kinetic properties of a sex pheromone-degrading enzyme: the sensillar esterase of *Antheraea polyphemus*. *Proc. Natl Acad. Sci.* 82, 8827-8831.
- Wang, C., Wang, B., Wang, G., 2021. Functional characterization of sex pheromone neurons and receptors in the armyworm, *Mythimna separata* (Walker). *Front. Neuroanat.* 15, 673420. doi: 10.3389/fnana.2021.673420
- Wanner, K.W., Nichols, A.S., Allen, J.E., Bunger, P.L., Garczynski, S.F., Linn, C.E., 2010. Sex pheromone receptor specificity in the European corn borer moth, *Ostrinia nubilalis*. *PLoS ONE* 5, e8685. doi: 10.1371/journal.pone.0008685
- Willis, M.A., Ford, E.A., Avondet, J.L., 2013. Odor tracking flight of male *Manduca sexta* moths along plumes of different cross-sectional area. *J. Comp. Physiol. A.* 199, 1015-1036.
- Wu, H., Hou, C., Huang, L.Q., Yan, F.S., Wang, C.Z., 2013.

-
- Peripheral coding of sex pheromone blends with reverse ratios in two *Helicoverpa* Species. PLoS ONE 7, e70078.
- Yang, Z.H., Bengtsson, M., Witzgall, P., 2004. Host plant volatiles synergize response to sex pheromone in codling moth, *Cydia pomonella*. J. Chem. Ecol. 30, 619-629.
- Yuvaraj, J.K., Andersson, M.N., Anderbrant, O., Löfstedt, C., 2018. Diversity of olfactory structures: a comparative study of antennal sensilla in Trichoptera and Lepidoptera. Micron. 111, 9-18.
- Zhang, D.D., Löfstedt, C., 2015. Moth pheromone receptors: gene sequences, function, and evolution. Front. Ecol. Evol. 3, 105. doi: 10.3389/fevo.2015.00105
- Zhang, X.Q., Mang, D.Z., Liao, H., Ye, J., Qian, J.L., Dong, S.L., Zhang, Y.N., He, P., Zhang, Q.H., Purba, E.R., Zhang, L.W., 2021. Functional disparity of three pheromone-binding proteins to different sex pheromone components in *Hyphantria cunea* (Drury). J. Agric. Food Chem. 69, 55-66.
- Zhu, J.W., Kozlov, M.V., Philipp, P., Francke, W., Löfstedt, C., 1995. Identification of a novel moth sex pheromone in *Eriocrania cicatricella* (Zett.) (Lepidoptera: Eriocraniidae) and its phylogenetic implications. J. Chem. Ecol. 21, 29-43.
- Zweerus, N.L., van Wijk, M., Schal, C., Groot, A.T., 2021. Experimental evidence for female mate choice in a noctuid moth. Animal Behav. 179, 1-13.